ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru



# Cetaceenstudien.

III. Mitteilung:

## Rekonstruktion des Schädels von Prosqualodon australe Lyd. aus dem Miozän Patagoniens

von

Prof. O. Abel.

(Mit 3 Tafeln und 1 Textfigur.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 18. Jänner 1912.)

## I. Geologisches Alter.

Patagonien = Miozän[1] Patagoniens. (Mittlere Abteilung: marine Schichten mit den chronologischen Äquivalenten der Colpodonschichten, nach dem typischen Vorkommen in der Bajo de San Julián als Juléen[2] bezeichnet.)

## II. Fundorte.

1. Aufschlüsse am Rio Chubut.
2. Aufschlüsse in der Bajo de San Julián.

## III. Aufbewahrungsort der Reste.

1. Museum von La Plata.
2. British Museum of Natural History, London.
3. Princeton University Collection.

---

[1] F. Ameghino hielt noch in seinen letzten Mitteilungen daran fest, daß die patagonische Formation eozänen Alters sei. Vgl. über diese Frage insbesondere O. Wilckens, Die Meeresablagerungen der Kreide- und Tertiärformation in Patagonien. Neues Jahrb. f. Min. etc., Beilageband XXI, 1905, p. 98 bis 195.

[2] F. Ameghino, Les Formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie. Anales Mus. Nac. Buenos Aires, XV (Sér. 3, T. VIII), 1906, p. 1 bis 568.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru



## IV. Type.

Schädel und Unterkieferfragment aus dem Patagonien vom Rio Chubut, Patagonien; im Museo de La Plata in Argentinien; Grundlage der von R. Lydekker 1894 aufgestellten Gattung und Art.

## V. Übersicht der vorhandenen Reste.

1. Schädel und dazugehöriges Unterkieferfragment (Type). Mus. La Plata.

2. Schädel und dazugehöriges Unterkieferfragment, ein isolierter Zahn, wahrscheinlich von demselben Individuum. Fundort: Rio Chubut. — Brit. Mus. Nat. Hist. London, Nr. 7249.

3. Unterkieferfragment mit zwei Zähnen in situ. Bajo de San Julián. Koll. J. B. Hatcher, 22. April 1899. Princeton Univ. Coll., Nr. 15441.

4. Unterkieferfragment. Wie 3.

5. Acht isolierte Zähne. Wie 3.

Für sehr fraglich halte ich die Zugehörigkeit der von F. W. True als Reste von *Prosqualodon australe* Lyd. beschriebenen Wirbel (F. W. True, l. c. infra, p. 453, Pl. XLV), und zwar eines Atlas und zweier Thorakalwirbel, zu dieser Art. Ebenso erscheint mir auch die Bestimmung eines Tympanicums und Perioticums (ebenda, p. 451 bis 452, Fig. 77 und 78) als sehr fraglich. Die Charaktere des Atlas und der Rückenwirbel sprechen vielmehr dafür, daß sie einem Eurhinodelphiden, oder, was noch viel wahrscheinlicher ist, einem Acrodelphiden angehört haben, und zwar käme hier vielleicht am ehesten *Proinia patagonica* True oder *Argyrocetus* in Betracht.

Mit Sicherheit können somit nur die Schädelreste und Unterkiefer in dem Museum von La Plata, der Princeton University Collection und dem Britischen Museum in London als Reste einer einzigen Art betrachtet werden.

## VI. Abbildungen der Reste.

R. Lydekker, Palaeontologia Argentina. Anales Mus. de La Plata, Vol. II, art. 2, April 1894, p. 8, Pl. IV, Fig. 1, 1 *a*, 1 *b* (Schädel und Unterkiefer der Type von oben, rechts und links).

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru



R. Lydekker, On the Skull of a Shark-toothed Dolphin from Patagonia. P. Z. S. London, 14. Nov. 1899, p. 919, 2 Textfig. (Schädel des Londoner Exemplars von oben und links; ein isolierter Backenzahn; Kopie der Nasalregion des Schädels im Museo de La Plata).

F. W. True, A New Genus of Fossil Cetaceans from Santa Cruz Territory, Patagonia; and Description of a Mandible and Vertebrae of Prosqualodon. Smithsonian Miscell. Collections (Quarterly Issue), Vol. 52, P. 4. Washington, 7. August 1909, p. 441 bis 456, Pl. XLIII bis XLIV. (Unterkieferfragment mit zwei Zähnen, Pl. XLIII, Fig. 2; Wurzel »eines oberen Inzisiven«, Pl. XLIV, Fig. 1; »ein rechter oberer Inzisiv«, Pl. LXIV, Fig. 2; ein »rechter oberer Praemolar«, Pl. XLIV, Fig. 3; ein »linker oberer Molar?«, Pl. XLIV, Fig. 4; zwei »rechte untere Inzisiven«, Pl. XLIV, Fig. 5 und 6; ein »rechter unterer Eckzahn oder Praemolar?«, Pl. XLIV, Fig. 7; ein »rechter unterer Molar«, Pl. XLIV, Fig. 8. Alle Originale in der Princeton Univ. Collection.

## VII. Bisherige Ansichten über die systematische und phylogenetische Stellung von Prosqualodon australe Lyd.

In seiner zweiten Mitteilung über diesen Zahnwal aus dem Tertiär Patagoniens hat R. Lydekker zu der Frage Stellung genommen, welche verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *Squalodon* und *Prosqualodon* nachzuweisen sind. Zunächst macht R. Lydekker (1899, l. c., p. 920) darauf aufmerksam, daß sich *Prosqualodon* von den typischen Vertretern der Gattung *Squalodon* sehr bestimmt durch die außergewöhnliche Kürze des Rostrums unterscheidet, so daß wir nunmehr unter den Squalodontiden einen kurzschnauzigen und einen langschnauzigen Stamm zu unterscheiden haben. Lydekker knüpft daran die Vermutung, daß vielleicht die langschnauzigen Delphine aus den langschnauzigen Squalodontiden, die kurzschnauzigen Delphine aber unabhängig von den langschnauzigen Stammesgenossen aus den kurzschnauzigen Squalodontiden hervorgegangen sind.

Der allgemeine Schädelcharakter von *Prosqualodon*, sagt Lydekker weiter, ist ausgesprochen delphinoid (»essentially those of modern delphins«). Während im Bau der Nasalregion *Prosqualodon* primitiver als *Squalodon* zu bezeichnen ist, stehen die Zähne von *Prosqualodon* auf einer weit höheren Spezialisationsstufe als *Squalodon*, da bereits einzelne der

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru



hinteren Molaren unverkennbare Reduktionserscheinungen aufweisen. Während Lydekker in seiner ersten Mitteilung über *Prosqualodon* noch die Meinung vertrat, daß die hinteren Backenzähne zwei getrennte Wurzeln besaßen, berichtigte er diese Angabe in seiner zweiten Untersuchung dahin, daß die beiden Wurzeln zwar durch eine tiefe Spalte getrennt, aber schon miteinander verschmolzen waren.

Daß diese Verschmelzung zweifellos als ein Spezialisationsfortschritt gegenüber dem Typus der Squalodonmolaren anzusehen ist, habe ich gelegentlich meiner Untersuchungen über die Phylogenie des Physeteridengebisses ausführlich dargelegt.

E. v. Stromer hat daher die Meinung geäußert, daß dieser Squalodontide nach seiner Organisation und seinem geologischen Alter eher als »Postsqualodon« zu bezeichnen wäre.[1]

F. W. True hat in seinen Untersuchungen über die von J. B. Hatcher 1899 gesammelten Reste von *Prosqualodon australe* zwar Vergleiche der einzelnen Skelettelemente mit anderen Zahnwalen durchgeführt, hat sich aber nicht bestimmt über seine Ansichten von der systematischen und phylogenetischen Stellung dieses tertiären Wales geäußert. Er vergleicht die Bulla tympani von *Prosqualodon* mit jener von *Squalodon* und *Schizodelphis* und betont die Unterschiede von *Mesoplodon* und *Berardius*, während er in der Form des Perioticums Ähnlichkeiten zwischen *Prosqualodon* einerseits und *Berardius* und den übrigen Ziphiiden andrerseits feststellt. Der Atlas und die Rückenwirbel von *Prosqualodon* erinnern nach True sehr an *Eurhinodelphis*, während sich der Atlas von *Squalodon* sehr wesentlich von jenem des *Prosqualodon* unterscheidet.[2]

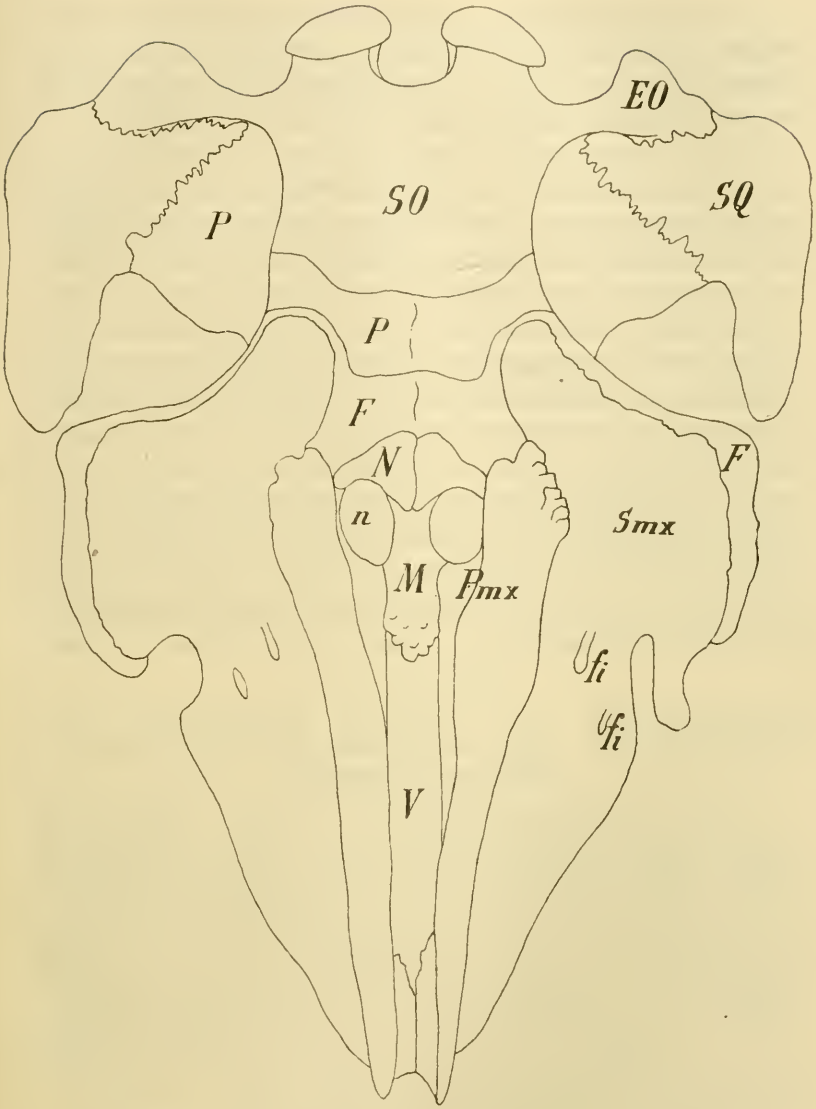
---

[1] E. v. Stromer, Die Archaeoceti des ägyptischen Eocäns. Beiträge zur Paläont. und Geol. Öst.-Ung. und des Orients, XXI. Wien und Leipzig, 1908, p. 172.

[2] Wie schon oben bemerkt, kann ich die Meinung True's nicht teilen, daß die Wirbel zu derselben Art wie die Schädelreste gehören; ich halte es für wahrscheinlich, daß die Wirbel von einem Acrodelphiden oder Eurhinodelphiden stammen.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru






Oberansicht des Schädels von *Prosqualodon australe* Lyd. aus dem Miozän Patagoniens, rekonstruiert. Bizygomatischer Durchmesser 34 *cm* (gemessen nach dem Londoner Exemplar).

*EO* Exoccipitale. *F* Frontale. *fi* foramen infraorbitale. *M* Mesethmoideum. *N* Nasale. *n* Nasenöffnung. *P* Parietale. *Smx* Supramaxillare. *SO* Supra-occipitale. *SQ* Squamosum. *V* Vomer.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru



Aus dieser Übersicht geht hervor, daß bisher noch keine präzise Äußerung über die phylogenetische Stellung von *Prosqualodon* im Rahmen der Squalodontiden vorliegt, wenn wir von der kurzen Bemerkung E. v. Stromer's absehen.

Da aber durch die Aufsammlungen J. B. Hatcher's in der Bajo de San Julián im Frühjahr 1899 unsere Kenntnisse von der Organisation dieses Wales wesentlich erweitert worden sind, so erscheint der Zeitpunkt gekommen, der Frage nach der phylogenetischen Stellung von *Prosqualodon* näherzutreten.

Ich habe zu diesem Zwecke die in London aufbewahrten Schädelreste einer neuerlichen Untersuchung unterzogen und versucht, eine Rekonstruktion des Schädels und Gebisses durchzuführen. Die hohe kaiserl. Akademie der Wissenschaften hat diese Studien durch eine Reisesubvention gefördert. Ich ergreife die Gelegenheit, um dem Vorstande der paläontologischen Abteilung des Britischen Museums in London, Herrn Arthur Smith-Woodward, für die Erlaubnis zur neuerlichen Bearbeitung der wertvollen Reste sowie für seine Unterstützung bei meinen Untersuchungen meinen wärmsten Dank zu sagen.

## VIII. Ergebnisse der neuerlichen Untersuchung des Londoner Schädels.

Der im Britischen Museum in London aufbewahrte Schädel gehört zweifellos derselben Art wie die im Museum von La Plata aufbewahrte Type von *Prosqualodon australe* an. Leider ist er an mehreren Stellen zerbrochen; die fehlenden Partien lassen sich jedoch leicht ergänzen, so daß es unschwer möglich ist, eine Rekonstruktion des Schädels durchzuführen. Nur die Unterseite ist so schlecht erhalten, daß es auf Grund der heute vorliegenden Reste unmöglich ist, eine korrekte Rekonstruktion der Schädelbasis zu entwerfen.

Die wichtigsten Merkmale des Schädels sind folgende:

### 1. Praemaxillare.

Der Zwischenkiefer ist verhältnismäßig zart gebaut. Er erreicht seine größte Breite in der Nasalregion und endet

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru



hinten mit einer unregelmäßig ausgezackten, gelappten Linie, die innen an das Nasale und Frontale stößt, außen aber frei über das Supraorbitaldach des Oberkiefers vorragt. Der linke Zwischenkiefer ist etwas breiter als der rechte; mit Ausnahme der verschiedenen Gestalt der beiderseitigen Antorbitalkerben des Oberkiefers und der Umrißlinien des Rostrums ist diese Breitendifferenz der Zwischenkiefer die einzige stärker in die Augen fallende Asymmetrie auf der Oberseite des Schädels.

Die Zwischenkiefer sind beiderseits vor der Nasalregion von je einem Blutgefäßkanal durchbohrt, der von hinten oben nach unten vorne in der Achse des Knochens verläuft. Gegen vorne verjüngen sie sich rasch und scheinen keine Inzisiven mehr getragen zu haben, wie dies bei den anderen Squalodontiden und auch noch bei den aus ihnen hervorgegangenen älteren Physeteriden (z. B. bei *Scaldicetus*) der Fall war.

Zwischen den beiden Praemaxillaren bleibt der Vomerkanal als breite Rinne offen, so daß auf dem Boden derselben der freie Vomerabschnitt sichtbar ist.

### 2. Supramaxillare.

Die Oberkiefer besitzen einen kurzen, sich nach vorne rasch verjüngenden Rostralabschnitt, dessen Außenrand (von oben gesehen) in einer schwach wellig gekrümmten Linie verläuft. Knapp vor dem Hinterende des Rostralabschnittes sind die Oberkiefer beiderseits von je zwei Blutgefäßkanälen durchbohrt, deren Lage asymmetrisch ist wie bei fast allen Zahnwalen. Eine tiefe Antorbitalkerbe trennt den Rostralabschnitt vom Supraorbitalflügel; die Kerbe ist linkerseits sehr tief und schmal, rechterseits breiter und seichter, immerhin aber auch hier noch viel stärker als bei den meisten Zahnwalen.

Außerhalb dieser Kerbe steigt der Supraorbitalflügel des Oberkiefers zu einer mächtig aufgewölbten Protuberanz an, die in der Seitenansicht des Schädels besonders auffallend hervortritt und eines der kennzeichnendsten Merkmale des Schädels bildet.

Die Antorbitalregion scheint bei dieser Art größeren individuellen Schwankungen unterworfen gewesen zu sein, als

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru



dies bei anderen Zahnwalen der Fall ist, bei denen diese Region gleichfalls in relativ weiten Grenzen abändert. Ein Vergleich der von Lydekker mitgeteilten Abbildung mit dem Londoner Exemplar läßt diese Unterschiede klar hervortreten.

Der Supraorbitalflügel erscheint in seinem hinteren, gegen die Schädelkapsel ansteigenden Abschnitte schüsselförmig vertieft, und zwar erreicht diese Konkavität ihren Höchstbetrag am Hinterende des Supraorbitalflügels, wo er steil gegen das flache Schädeldach aufsteigt und sich unter den Zwischenkiefern sogar noch ein wenig zurückbiegt.

Der Supraorbitalflügel des Oberkiefers ist zwar am Hinterrande beschädigt, doch geht aus den erhaltenen Partien hervor, daß seine hintere Grenzlinie gegen die Schläfengrube zum Hinterrande des Frontale parallel verlief.

Die Zahl der im Oberkiefer stehenden Zähne dürfte, nach den Abständen der erhaltenen Alveolen zu schließen, neun nicht überschritten haben.

### 3. Nasale.

Die Nasalia sind bei dem Londoner Exemplar verloren gegangen.

### 4. Frontale.

Die Stirnbeine sind in der Schädeldachregion stark beschädigt, doch ist aus den vorhandenen Resten deutlich zu erkennen, daß der Schädeldachabschnitt zwischen den Nasalia und Parietalia eine flache, breite Platte bildet, die mit einem scharfen Knick gegen den Supraorbitalflügel abfällt.

Das Dach der Augenhöhle wird von einem sehr kräftigen, vorne und hinten aufgetriebenen Wulst des Frontale gebildet, und zwar reicht dieser Supraorbitalwulst so tief hinab, daß der zwischen dem Jugale und dem Frontale freibleibende Raum nur einen sehr kleinen Platz für das Auge freigelassen haben kann. Das Auge dieses Wales muß daher sehr klein gewesen sein; auch das zweite Exemplar vom Rio Chubut zeigt eine ähnlich starke Ausbildung des Supraorbitalwulstes, namentlich des Postorbitalfortsatzes.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru



### 5. Jugale.

Das Jugale ist, wie bei den meisten fossilen Walschädeln, infolge seiner Zartheit bei der Fossilisation verloren gegangen, doch ist seine Ansatzstelle am Processus praeorbitalis des Frontale erhalten.

### 6. Parietale.

Von besonderer Wichtigkeit für das Gesamtbild des Schädels ist das Vorhandensein der Parietalia auf dem Schädeldach in Form einer breiten, scharf von den Frontalia und dem Supraoccipitale abgegrenzten Platte, die sich als schwachgewölbtes Band über die Schädelhöhle spannt. In diesem Merkmale verhält sich also *Prosqualodon australe* außerordentlich primitiv. Die Temporalgrubenabschnitte der Parietalia bieten nichts Auffallendes. Ihre Grenzen gegen die Frontalia in der Temporalgrube sind unsicher; wahrscheinlich verlaufen sie im vorderen Winkel längs der Grenze des Supraorbitalflügelabschnittes der Frontalia. Dagegen sind die Grenznähte gegen die Squamosa deutlich zu beobachten. Die Parietalia springen in lateraler Richtung ziemlich weit gegen die Jochfortsätze der Squamosa vor.

### 7. Squamosum.

Der Jochfortsatz des Squamosums ist in seinem präglenoidalen Abschnitt stark verjüngt, im postglenoidalen aber sehr beträchtlich verstärkt und kolbig verdickt. Seine Achse läuft parallel zur Sagittalebene des Schädels und schief von hinten unten nach vorne oben. Das Hinterende des Jochfortsatzes ist durch einen tiefen Einschnitt vom Processus paroccipitalis des Exoccipitale getrennt; linkerseits ist in diesem Einschnitt noch eine wulstige Falte im Squamosum zu beobachten, die rechts fehlt. Derartige Asymmetrien treten selbst bei hochgradig asymmetrischen Ziphiidenschädeln niemals in diesem Maße auf.

### 8. Supraoccipitale.

Das Supraoccipitale ist schwach gewölbt und grenzt in einer schwach nach vorne ausgebogenen Linie an die Parietalia.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru



Diese Region ist etwas stärker gewölbt als die Frontalregion des Schädeldaches.

Seitlich grenzt das Supraoccipitale an die Parietalia, Squamosa und Exoccipitalia. Die Kante der hinteren Schädelwand ist weitbogig ausgebuchtet; die oberen Seitenecken des Supraoccipitale springen ziemlich stark in lateraler Richtung vor. In der Medianlinie findet sich unterhalb des Oberrandes eine schwach gewölbte, dreieckig umrissene Erhöhung, die Protuberantia occipitis externa; der transversale Wulst ist die Linea nuchae superior, die hier besonders kräftig ausgebildet ist.

### 9. Exoccipitale.

Das Exoccipitale besitzt nur einen kleinen Processus paroccipitalis, und zwar ist der rechte etwas größer als der linke und springt weiter nach hinten vor. Die Grenznähte gegen die Squamosa sind deutlich zu verfolgen, jene gegen das Supraoccipitale und gegen das Basioccipitale obliteriert. Die Condylen springen auffallend stark nach hinten vor, und zwar sind die Exoccipitalia schon vor den Condylen röhrenartig ausgezogen. Ober und unter beiden Condylen befindet sich je eine tiefe Ausbuchtung.

Die übrigen Schädelknochen sind zu schlecht erhalten, als daß eine eingehende Besprechung derselben gerechtfertigt wäre.

## IX. Bemerkungen zur Rekonstruktion des Schädels.

Die in London durchgeführten Rekonstruktionszeichnungen des Schädels in drei verschiedenen Ansichten beruhen in erster Linie auf dem Studium des Exemplars im Britischen Museum. Verschiedene Schädelpartien sind jedoch bei dem La Plata-Exemplar besser erhalten; für die Rekonstruktion des Unterkiefers kamen alle bis jetzt bekannten Reste als Kombination in Betracht.

Vor allem war darauf zu achten, die an beiden Schädeln vorhandenen Deformationen infolge des Gesteinsdruckes in der Rekonstruktion zu eliminieren. Das war besonders notwendig

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru


bei der Rekonstruktion der Squamosalregion, die an beiden Schädeln stark verschoben ist; der Processus postorbitalis des Frontale kann auf keinen Fall tiefer hinabgereicht haben als das Vorderende des Processus zygomaticus des Squamosums, sondern muß ein wenig höher gestanden haben, da sonst der Platz für das Auge noch kleiner gewesen wäre, als er noch immer in der rekonstruktiven Darstellung erscheint. Das an beiden Schädeln fehlende Jugale kann wohl auch bei *Prosqualodon* nach Analogie der lebenden Zahnwale nur eine gerade, dünne Spange gewesen sein, die den Processus praeorbitalis mit dem Processus praeglenoidalis verband.

Für die Zeichnung der Antorbitalregion und der Umrißlinien des Rostrums sind die Verhältnisse am Londoner Schädel maßgebend gewesen.

Die Nasenbeine sind nach dem Exemplar des La Plata-Museums ergänzt, ebenso hat die Frontalregion dieses Exemplars die Vorlage für die Rekonstruktion des Schädeldaches gebildet.

Das Profil des Vorderendes des Processus zygomaticus ist eine Kombination beider Schädelreste.

F. W. True hat die Zahl der zweiwurzeligen, molariformen Unterkieferzähne im Maximum auf zehn geschätzt. Meine Vergleiche und Messungen haben zu demselben Ergebnisse geführt; aus den Abständen der in situ befindlichen Zähne in dem Unterkieferrest des La Plata-Museums in Verbindung mit der Länge des Rostrums des Schädels im Londoner Museum geht hervor, daß keinesfalls mehr als fünf Unterkieferzähne jederseits als »Backenzähne« anzusehen sind.

Bei allen »zweiwurzeligen« Zähnen sind die Wurzeln in hohem Grade verschmolzen und die Zähne stehen daher auf einer weit höheren Spezialisationsstufe als die »Molaren« von *Squalodon*; sie nähern sich im Verwachsungsgrade der Wurzeln, deren Anschwellung und der geringen Kronenhöhe in auffallendem Grade den Zähnen von *Scaldicetus*. Die Achsenstellung der hinteren Unterkieferzähne ist bei dem Exemplar des La Plata-Museums sehr schräge von vorne unten nach hinten oben gerichtet und dementsprechend muß die Achsenstellung der hintersten Oberkieferzähne von hinten oben nach

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru



vorne unten gerichtet gewesen sein, da wir gleichartige Verhältnisse sowohl bei den übrigen Squalodontiden als auch bei *Scaldicetus* antreffen.

F. W. True hat einen Zahn von *Prosqualodon australe* abgebildet, den er als letzten linken oberen Molaren deutet (l. c., p. 451, Pl. XLIV, Fig. 4). Ich halte diese Deutung für richtig; es ist ein kleiner reduzierter Backenzahn mit niederer Krone und im Profil dreieckiger, gegen die Wurzelspitze in sagittaler Richtung verbreiterter Wurzel, die offenbar aus der Verschmelzung zweier divergierenden Wurzeln hervorgegangen ist.

Zwei Zähne mit sehr langer, spitzer Wurzel, von denen der eine geradegestreckt, der andere dagegen sichelartig gekrümmt ist, deutet F. W. True als obere Inzisiven (l. c., p. 450, Pl. XLIV, Fig. 1, 2). Ich kann mich dieser Deutung nicht anschließen; der Zwischenkiefer ist, wie das Londoner Exemplar zeigt, am Vorderende hochgradig verkümmert und befand sich etwa in demselben Reduktionsstadium wie bei *Kogia*. Der Zwischenkiefer von *Kogia* trägt keine Inzisiven mehr und auch bei *Prosqualodon* war kaum ein Platz für Schneidezähne im Zwischenkiefer vorhanden. Ich halte es daher für wahrscheinlich, daß die beiden von F. W. True für obere Inzisiven gehaltenen Zähne dem Oberkiefer angehören, und zwar müssen es in diesem Falle die beiden vordersten Oberkieferzähne gewesen sein. Die Zahnzahl des Oberkiefers war jedenfalls bedeutend geringer als die des Unterkiefers; während ich für den Unterkiefer nach eingehenden Vergleichen und Messungen zu der Zahl 11 (in jeder Hälfte) gelange, ist die Maximalzahl der oberen Zähne jederseits mit 9 anzunehmen.

Das Gebiß befindet sich jedenfalls in einem sehr vorgeschrittenen Reduktionsstadium.

## X. Die systematische und phylogenetische Stellung von Prosqualodon australe.

### 1. Vergleich von Prosqualodon mit Agorophius.

Unter den Archaeoceti kennen wir eine kurzschnauzige Gattung, *Agorophius*. Der Schädelrest wurde 1847 in einem

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru



palaeogenen Mergel am Ashley River bei Greer's Landing, ungefähr 10 Meilen von Charleston in Südcarolina entdeckt und zuerst von M. Tuomey als *Zeuglodon* (*Basilosaurus*) beschrieben.[1] Johannes Müller gab dem Reste 1849 den Namen *Zeuglodon pygmaeus*.[2] Die weiteren Abbildungen und Beschreibungen des Restes hat F. W. True 1907 übersichtlich zusammengestellt[3] und die von L. Agassiz 1850 angefertigte, aber bisher nicht veröffentlichte Tafel mit den Abbildungen dieses Schädels seiner Darstellung beigefügt.

Auf die Besprechung dieses Restes hoffe ich in kurzem näher eingehen zu können, wenn die Untersuchungen über einen im Vorjahre in Oberösterreich entdeckten Wal (*Patriocetus Ehrlichii* nov. gen. Van Ben. spec. aus dem Oberoligozän von Linz) abgeschlossen sein werden.

An dieser Stelle will ich nur die Beziehungen zu *Prosqualodon* in Kürze besprechen.

*Agorophius* unterscheidet sich von den übrigen Archaeoceten sehr wesentlich durch seine kurze, sich nach vorne rasch verjüngende Schnauze, deren Gebiß im Vergleiche mit den übrigen Archaeoceten einen hohen Reduktionsgrad aufweist. Der Schädel ist sehr niedrig, die Condylen springen stark nach hinten vor und die Parietalia ziehen als breites Band quer über das Schädeldach.

Diese Merkmale würden dafür sprechen, daß *Agorophius* in näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zu *Prosqualodon*

---

[1] M. Tuomey, Discovery of the Cranium of the Zeuglodon. Amer. Journ. Sci. (2), IV, 1847, p. 283—285. — Notice of the Discovery of a Cranium of the Zeuglodon. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, III, 1847, p. 151—153. — Notice of the Discovery of a Cranium of the Zeuglodon (Basilosaurus). Journal Acad. Nat. Sci. Philadelphia (2), I, 1847, p. 16—17. — Report Geol. S. C., 1848, p. 166; 1849, p. 69.

[2] J. Müller, Über die fossilen Reste der Zeuglodonten von Nordamerika, mit Rücksicht auf die europäischen Reste aus dieser Familie. Berlin, 1849, p. 29 Taf. XXIII, Fig. 1, 2.

[3] F. W. True, Remarks on the Type of the Fossil Cetacean Agorophius pygmaeus (Müller). Smithsonian Institution, Nr. 1694 (40), Washington, 1907, p. 1—8. Beigeheftet ist die von L. Agassiz angefertigte, bisher unveröffentlichte Tafel mit den Abbildungen des Originals unter dem Namen *Phocodon Holmesii* Agass.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru



steht. Es liegen jedoch tiefgreifende Gegensätze zwischen beiden Gattungen vor, und zwar sind dies folgende.

Bei *Prosqualodon* sind die Supraorbitalflügel zwar nicht so breit wie bei *Squalodon*, aber immerhin bedeutend größer und breiter als bei *Agorophius*, bei welchem das von den Frontalia und Supramaxillaria gebildete Dach über den Augenhöhlen in Form eines Dreiecks nach außen vorspringt und seinen vorgeschobensten Punkt im Processus postorbitalis des Stirnbeines erreicht.

Vor allem aber ist die Schädelkapsel bei *Agorophius* außerordentlich schmal, wie dies auch bei *Zeuglodon* und den primitiveren Archaeoceten der Fall ist; bei *Prosqualodon* aber ist das Schädeldach viel breiter und die Temporalgruben bedeutend kleiner als bei *Agorophius*.

Schon aus diesen Anhaltspunkten geht in klarer Weise hervor, daß *Agorophius* weit primitiver ist als *Prosqualodon*.

### 2. Vergleich von Prosqualodon mit Squalodon.

Als Grundlage für einen Vergleich beider Gattungen wähle ich den am vollständigsten erhaltenen Schädel von *Squalodon bariense* Jourdan aus dem Miozän von Bari in Südfrankreich.

Vergleichen wir beide Schädel von der Oberseite, so erweist sich *Prosqualodon* unbedingt als primitiver durch die Art und Weise, in welcher die Parietalia an der Bildung des Schädeldaches beteiligt sind. Bei *Prosqualodon* noch als relativ breites Band über die Schädelhöhle ausgespannt, sind sie bei *Squalodon* durch das gegeneinander gerichtete Vordringen des Supraoccipitale nach vorne und das Vordringen der Kieferknochen und Stirnbeine nach hinten seitlich gegen die Temporalgruben abgedrängt worden. Das Verhalten der Parietalia bei *Prosqualodon* entspricht also noch durchaus derselben Anordnung, die wir bei den Archaeoceti antreffen, während *Squalodon* in dieser Hinsicht viel vorgeschrittener ist.

Die Supraorbitalflügel von *Squalodon* sind bedeutend breiter und größer als bei *Prosqualodon* und lassen in der Oberansicht nur die Jochfortsätze der Squamosa frei, während bei *Prosqualodon* nur ein kleiner Teil der Temporalgrube verdeckt wird. *Prosqualodon* verhält sich also auch in diesem Merkmal viel primitiver als *Squalodon*.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru


Ferner ist das Schädeldach von *Squalodon bariense* viel breiter als bei *Prosqualodon*, ein weiteres Merkmal, in welchem *Squalodon* eine höhere Stufe der Spezialisation einnimmt.

Aus den bisher erörterten Merkmalen des Schädels geht hervor, daß der Raum für das Gehirn bei *Squalodon* groß, kurz und breit, bei *Prosqualodon* klein, lang und schmal ist, ein wichtiger Unterschied, der die geringere Spezialisationshöhe von *Prosqualodon* klar beleuchtet.

Sehr wesentliche Unterschiede bestehen in der Länge des Rostrums und im Gebiß.

Bei *Prosqualodon* ist das Rostrum sehr kurz, bei *Squalodon* außerordentlich in die Länge gestreckt. Das Gebiß von *Squalodon* besteht aus einer großen Zahl von Zähnen; sie sind heterodont und die hintersten Backenzähne besitzen zwei oder drei bis zur Krone getrennte Wurzeln. Bei *Prosqualodon* weist das Gebiß unverkennbare Reduktionserscheinungen auf; die Wurzeln der Backenzähne sind fast bis zu ihren Enden miteinander verschmolzen, die Kronen reduziert und die Wurzeln der mittleren Oberkieferzähne angeschwollen, eine Erscheinung, die wir auch bei den aus den Squalodontiden hervorgegangenen miocänen Physeteriden (z. B. *Scaldicetus*) antreffen. Im Gebiß ist also *Prosqualodon* zweifellos höher spezialisiert als *Squalodon* und *Squalodon* verhält sich auch noch darin primitiver, daß der Zwischenkiefer jederseits drei Schneidezähne trägt, während er bei *Prosqualodon* verkürzt und zahnlos geworden ist.

Auch die Kürze des Rostrums von *Prosqualodon* ist im Vergleiche zu *Squalodon* als eine vorgeschrittene Spezialisation zu betrachten. Wie ich schon 1905 auseinandergesetzt habe, ist nur bei den Delphiniden die kurze Unterkiefersymphyse als primär und die lange als sekundär anzusehen, während bei den übrigen Zahnwalen das umgekehrte Verhältnis vorliegt. *Squalodon* ist somit in der Länge des Rostrums und den Merkmalen des Gebisses primitiver als *Prosqualodon*.

Es stehen sich also in beiden Gattungen primitive und spezialisierte Merkmale gekreuzt gegenüber. Derartige Spezialisationskreuzungen sind ein klarer Beweis dafür, daß die verglichenen Formen nicht in direkter Linie miteinander genetisch

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru



verbunden sein können, weil die eine Form in einer Reihe von Merkmalen primitiver, in anderen spezialisierter ist als die andere. Somit müssen die beiden Gattungen *Squalodon* und *Prosqualodon* getrennten Stämmen angehören, die aus einer gemeinsamen Wurzel entsprungen sind.

### 3. Vergleich von Prosqualodon mit Scaldicetus.

Da die Physeteriden, wie ich 1905 nachgewiesen habe, von *Squalodon* abstammen, so müssen wir auch diese Familie in den Kreis der mit *Prosqualodon* zu vergleichenden Formen ziehen.

Die primitivste Physeteridengattung ist *Scaldicetus* und wir wollen daher diese Gattung mit *Prosqualodon* näher vergleichen.

Vor allem erweist sich *Scaldicetus* gegenüber *Prosqualodon* dadurch weit höher spezialisiert, daß die Supraorbital- und Pränasalregion in lateraler Richtung sehr stark verbreitert und die Pränasalregion zu einer breiten Wanne ausgehöhlt ist, wie dies in noch höherem Grade die jüngeren Physeteriden zeigen. *Scaldicetus* ist also in dieser Hinsicht weit vorgeschrittener als *Squalodon* und entfernt sich noch mehr von *Prosqualodon*, als dies schon bei *Squalodon* der Fall war.

Das Gebiß von *Scaldicetus* ist viel vollständiger als bei *Prosqualodon*. Auch der Zwischenkiefer trägt noch drei Inzisiven, die *Prosqualodon* fehlen.

Die Zähne sind allerdings in ähnlicher Weise differenziert, wie dies bei *Prosqualodon* der Fall ist. Die Kronen sind niedriger als bei *Squalodon*, die Wurzeln verdickt und verlängert und die Verschmelzung der ursprünglich getrennten Wurzeln der Backenzähne ist weit vorgeschritten. Aber das ist auch das einzige Merkmal, in dem *Prosqualodon* und *Scaldicetus* übereinstimmen, da auch der Unterkiefer bei der letzteren Gattung eine lange Symphyse besitzt und an die langen Kiefer von *Squalodon* erinnert, der Unterkiefer von *Prosqualodon* aber sehr kurz ist und eine kurze Symphyse aufweist.

Der ähnliche Reduktionsgrad des Gebisses beider Gattungen reicht nicht aus, um eine engere Verwandtschaft zu beweisen.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru



Im Gegenteil, alle Merkmale weisen darauf hin, daß der aus *Squalodon* hervorgegangene *Scaldicetus* bei einer Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen zu *Prosqualodon* noch weit weniger in Betracht kommt als *Squalodon*.

Somit ist es auch überflüssig, die weiter vorgeschrittenen, höher spezialisierten Physeteriden mit *Prosqualodon* zu vergleichen. Selbst die kurzsymphysige Gattung *Kogia*, die einem von der Reihe *Scaldicetus* → *Physeterula* → *Prophyseter* → *Placoziphius* → *Physeter* getrennt verlaufenden Stamme angehört, kann mit *Prosqualodon* nicht in engere Beziehungen gebracht werden, da die Spezialisationen des Schädels von *Kogia* viel zu weit vorgeschritten sind, um nähere Vergleiche zu gestatten.

### 4. Ergebnisse der Vergleiche.

Die Vergleiche von *Prosqualodon* mit *Agorophius*, *Squalodon* und *Scaldicetus* haben mit voller Deutlichkeit gezeigt, daß unter den drei genannten Gattungen nur *Agorophius* in engeren Beziehungen zu *Prosqualodon* steht. In jeder Hinsicht ist *Agorophius* aus dem Eocän von Südcarolina primitiver als die miocäne Gattung *Prosqualodon* und kann somit nur als Ahnenform in Betracht gezogen werden, wenn wir die genetischen Beziehungen zu klären versuchen.

*Agorophius* ist ein echter Urwal oder Archaeocete, der allerdings schon weit höher spezialisiert ist als die übrigen Gattungen dieser ältesten Wale.

Daß davon keine Rede sein kann, daß *Prosqualodon* einen ausgesprochen delphinoiden Schädelbau besitzt, wie dies R. Lydekker behauptet hat, ist aus den Vergleichen mit dem im Verhältnisse zu den jüngeren Zahnwalen immer noch sehr primitiven *Squalodon* wohl völlig sicher.

Ebenso ist es klar geworden, daß nur hinsichtlich seiner Bezahnung und der Schnauzenlänge *Prosqualodon* eher als »*Postsqualodon*« angesehen werden kann, wie dies E. v. Stromer getan hat. In allen übrigen Merkmalen verhält sich *Prosqualodon* im Vergleiche mit *Squalodon* durchaus primitiver.

Es entsteht nun die wichtige Frage der Einreihung von *Prosqualodon* in das System der Cetaceen. Wie immer bei

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru



Übergangsformen ist auch hier die Entscheidung darüber schwierig, ob wir *Prosqualodon* noch zu den Archaeoceten oder schon zu den Odontoceten stellen wollen, unter denen wohl nur die Familie der Squalodontiden in Betracht käme.

In beiden Fällen wäre es notwendig, die Definition der beiden Gruppen infolge der Einreihung von *Prosqualodon* zu verändern und diese Gruppen in anderer Weise als bisher zu umgrenzen. Wenn wir aber erwägen, daß wir zwischen den typischen Squalodontiden und *Prosqualodon* keine engeren Beziehungen feststellen konnten, wohl aber zwischen der Archaeocetengattung *Agorophius* und *Prosqualodon*, so erscheint es wohl richtiger, diesen miozänen Wal als einen erloschenen Ausläufer des Archaeocetenstammes zu betrachten und ihn dieser Gruppe anzuschließen.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru



# Tafelerklärungen.

Die auf Taf. I bis III dargestellten Rekonstruktionen des Schädels von *Prosqualodon australe* Lyd. aus dem Miozän Patagoniens haben hauptsächlich den Schädel Nr. 7249 des British Museum of Natural History in London zur Grundlage. Der bizygomatische Durchmesser dieses Schädels (größter Abstand der Jochbogenfortsätze des Squamosums) beträgt 340 *mm*.

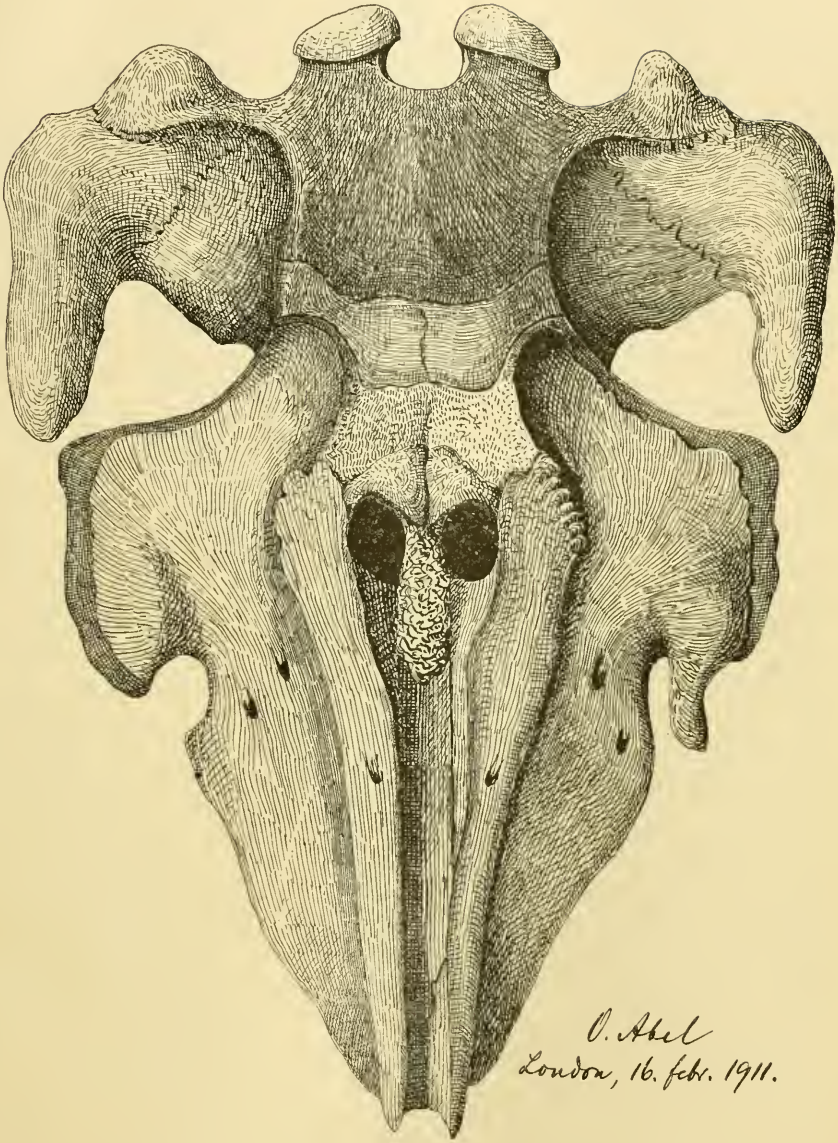
Taf. I Schädel von oben, Taf. II von der Seite, Taf. III von hinten gesehen.

**Abkürzungen:**

*BO* Basioccipitale.
*BS* Basisphenoid.
*CO* Condylus occipitalis.
*EO* Exoccipitale.
*F* Frontale.
*lns* Linea nuchae superior.
*P* Parietale.
*Pmx* Praemaxillare.
*POe* Protuberantia occipitis externa.
*Pp* Processus paroccipitalis.
*Smx* Supramaxillare.
*SQ* Squamosum.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Downloaded from The Biodiversity Heritage Library (www.biodiversitylibrary.org/; www.biodiversitycentru

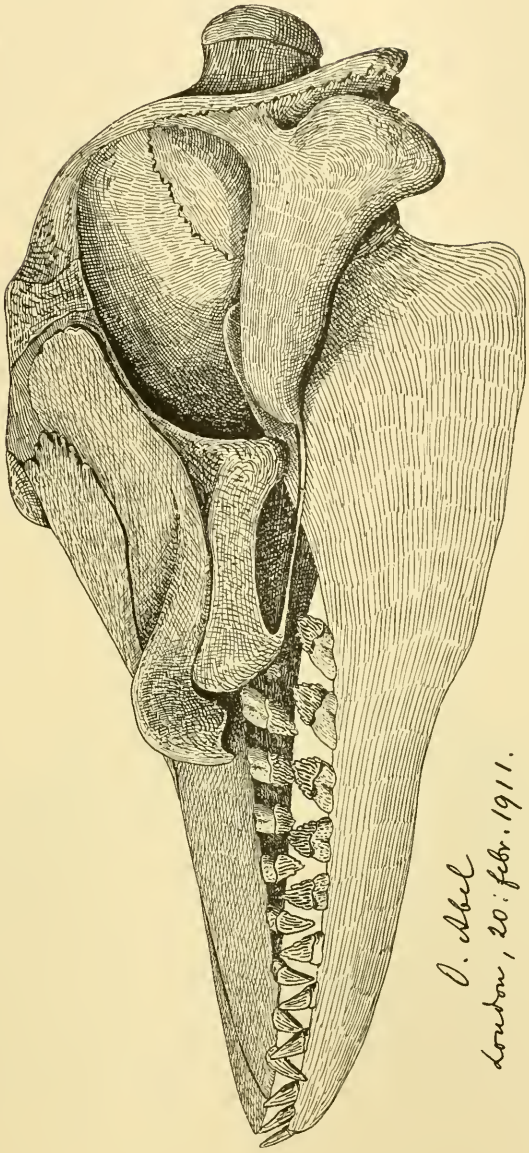



Autor del. Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Abel, O.: Schädel von Prosqualodon australe. Taf. II.

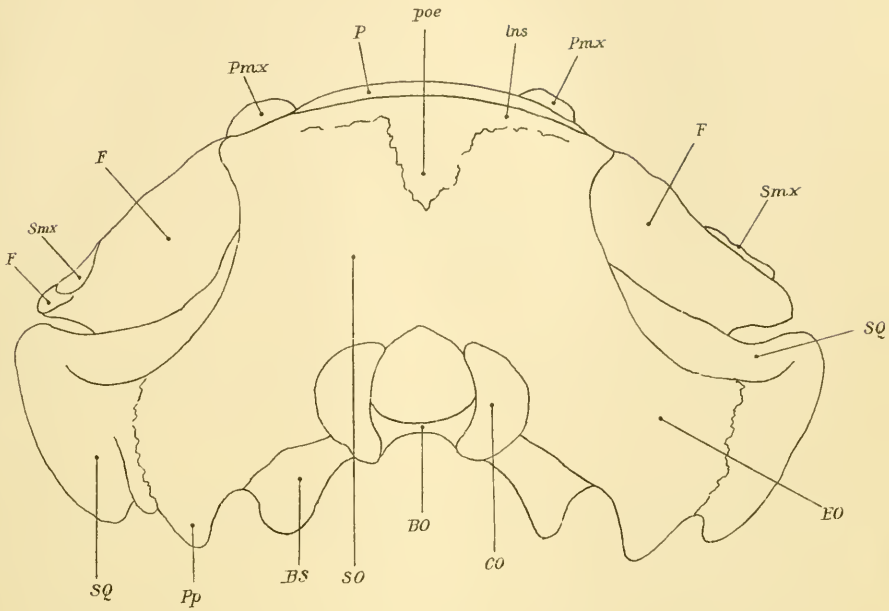


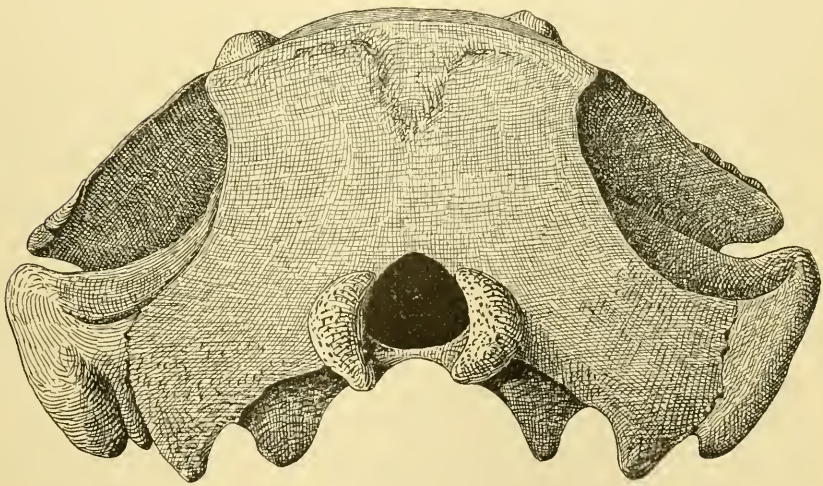

Autor del. Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru





O. Abel
London, 21. febr. 1911.

Autor del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.